中国生态农业学报 2016年1月 第24卷 第1期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jan. 2016, 24(1): 1−7

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.150566

农业气象因素影响稻瘟病发生分子机制初探*

刘天华[1,2†] 白姣姣[1,2†] 吕东平[1**]

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022; 2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘 要 水稻是我国重要的粮食作物，由子囊菌(*Magnaporthe oryzae*)所引起的稻瘟病是水稻生产活动中的重要限制因子之一，每年给水稻生产造成巨大的经济损失。随着水稻及稻瘟菌全基因组测序工作的完成，水稻和稻瘟菌间的互作机制已日渐明朗。水稻对稻瘟菌的抗性主要来自于自身体内天然免疫机制对病原菌入侵的有效阻止，同时病原菌能够通过抑制水稻的基础免疫从而使易感水稻品种致病。稻瘟病的爆发和流行需要具备3个必要的条件：易感水稻品种、致病的稻瘟病菌群以及适宜致病的气象因素。因此气象因素是控制稻瘟病爆发和流行的一个十分重要的因素。本文立足于近年来的研究成果，从稻瘟菌侵染过程、稻瘟病发病过程及特征、水稻抗病机理等方面对水稻和稻瘟菌的互作机制进行了综述，同时分析了温度、光照、湿度等气象因素对稻瘟病菌致病和水稻抗病的影响，并初步对其影响稻瘟病爆发和流行的分子机制进行探讨，以寻求防治和控制稻瘟病发生、发展的最佳方法，为合理防控稻瘟病提供理论依据和帮助。

关键词 稻瘟病 稻瘟菌 气象因素 分子机制 抗病机理
中图分类号: S181 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)01-0001-07

A preliminary study on the effect of agro-meteorological factors on molecular mechanism of rice blast occurrence*

LIU Tianhua[1,2], BAI Jiaojiao[1,2], LYU Dongping[1**]

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Rice is an important food crop in China. Rice blast, a disease caused by ascomycetes (*Magnaporthe oryzae*), is one of most limiting factors of rice production in the country, which results in huge economic losses to the rice production each year. With the completion of whole genome sequencing of rice and *M. oryzae*, the interaction mechanism of rice and *M. oryzae* has become much clearer. Resistance to rice blast fungus can effectively prevent the invasion of pathogenic bacteria through the natural immune system of rice. Also pathogens can cause diseases in susceptible rice varieties by inhibiting innate immune system of rice. Outbreaks of rice blast and popular occur under three necessary conditions — susceptible rice variety, pathogenic bacteria and pathogenic meteorological factors. Thus the meteorological factors for the outbreak and epidemics of rice blast play an important role. Based on research achievements in recent years, this paper summarized the interaction mechanism of rice and *M. oryzae* from the pointing of pathogenic process of *M. oryzae* and rice resistance, discussed the effects of temperature, illumination, humidity and other meteorological factors on the pathogenesis of *M. oryzae* and disease resistance of rice. The paper further explored the molecular mechanism of invasion of rice blast epidemic caused by the factors, expecting to find the best ways for preventing and controlling rice blast. Finally, the paper provided theoretical evidences in support of proper prevention and treatment methods of rice blast.

* 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心启动经费资助
** 通讯作者: 吕东平, 主要研究方向为植物抗病信号转导。E-mail: dplu@sjziam.ac.cn
† 同等贡献者: 刘天华, 主要从事植物抗病信号转导途径的研究, E-mail: 13772510494@163.com; 白姣姣, 主要从事植物抗病信号转导途径的研究, E-mail: jjb374x@163.com
收稿日期: 2015−05−14 接受日期: 2015−09−14
* This work was supported by the Start Funding from Research Center of Agricultural Resources, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences to LYU Dongping.
** Corresponding author, E-mail: dplu@sjziam.ac.cn
Received May 14, 2015; accepted Sep. 14, 2015

Keywords Rice blast; *Magnaporthe oryzae*; Meteorological factor; Molecular mechanism; Disease resistance mechanism

稻瘟病是水稻(*Oryza sativa*)最为严重的病害之一，在我国的南北稻区均有发生，严重时能使水稻减产约 40%~50%[1]，如 2014 年，在安徽蚌埠等地区爆发的稻瘟病导致了当地种植的‘两优 0293’水稻发生大面积减产，有的地方甚至绝收[2]。稻瘟菌是引起稻瘟病的病原真菌，是一种半活体营养学型丝状子囊真菌，可以使包括小麦和水稻等经济作物在内的几十种植物致病[3]。早在 2005 年，稻瘟菌的全基因组测序就已完成[4]，其基因组全长大约为 40 Mb，编码约 1.1 万个基因[5]。

和其他农作物病害一样，稻瘟病的爆发和流行需要具备 3 个必要的条件：易感水稻品种、致病的稻瘟病菌群以及适宜致病的环境和气象因素[6]。因此气象因素在稻瘟病发病过程中起到了非常重要的作用。适宜的环境条件能够诱导稻瘟病的爆发；反之，即使致病的稻瘟病菌与易感水稻植株发生接触，水稻也不会发病[7]。

近年来人们对稻瘟菌与水稻相互作用的了解已经非常深入，然而对于光照、温度和湿度等气象因素影响稻瘟菌致病力和水稻抗病性分子机制的研究则刚刚起步。而充分了解气象因素在稻瘟病发病过程中的作用及其背后的机理，对防控稻瘟病的爆发和流行具有重要的指导意义。

1 稻瘟菌侵染水稻的过程

稻瘟菌侵染水稻的过程可以被分为 5 步，即：1)孢子吸附与萌发；2)芽管(germ tube)的生成；3)附着胞(appressorium)形成；4)侵入钉(penetration peg)的产生；5)稻瘟菌菌丝在寄主植物中生长等[8]。具体来讲，稻瘟菌分生孢子在风等外力作用下散落到水稻叶片上，孢子顶端分泌出黏液，使其紧紧地附着在水稻叶片表面上；当环境温度达到 25~28 ℃，同时空气相对湿度达到 90%以上时，稻瘟菌的分生孢子就可以开始萌发，并产生芽管；当芽管生长到一定阶段后体积膨大，在受到水稻叶片表面的一些疏水物质的诱导下形成附着胞[9−11]。在发育过程中，附着胞内会产生大量的甘油类溶质，从而可产生高达 8 MPa 的膨压。膨压会转化为机械力，使得附着胞上的侵染钉在这种强大压力的作用下刺穿水稻叶片表皮进入到叶肉细胞中[12−13]。在附着胞的细胞壁和细胞膜之间有一层黑色素(melanin)，黑色素有助于附着胞产生膨压。黑色素合成酶缺失的稻瘟菌突变体，不能产生足够大的膨压，因此也不能产生侵入钉，从而丧失致病能力。侵染钉进入到叶肉细胞后，从中吸收营养，产生初级菌丝和次级菌丝。次级菌丝通过寄主细胞间的胞间连丝扩散到邻近的细胞中[14]。在稻瘟菌侵染水稻大约 72 h 后，受侵染的叶片表面会形成组织细胞坏死病斑[15]。

2 稻瘟病发病循环及其特征

稻瘟病发病期主要集中在水稻秧苗期、分蘖期和抽穗期。根据稻瘟病发生的部位，稻瘟病可以分为苗瘟、叶瘟、节瘟以及穗颈瘟等[16]。

稻瘟病发病循环由传播、侵入、潜育期、再侵染 4 个阶段组成[8]。从分生孢子通过空气传播，散落到水稻叶片上萌发、并形成侵入钉，到穿透角质层侵入到水稻细胞内，大约需要 6 h。在这之后，稻瘟病进入了潜育期。稻瘟病潜育期的长短与环境温度有关。在 24~25 ℃的温度范围内，潜育期约为 5~6 d。穗颈瘟的潜育期则要更长一些。另外，水稻的品种和叶龄也会影响潜育期的长短[17]。稻瘟病发病以后会形成病斑。在适宜的温度和湿度条件下，病斑会产生数量巨大的分生孢子。在适宜的气象条件下，分生孢子从病斑上脱落下来，并且随空气的流动传播到其他稻株上，开始下一轮的侵染和发病周期[18]。

3 水稻对稻瘟菌的抗性机理

在植物与病原菌长期相互作用的过程中，进化出了两个层次的天然免疫机制，即病原菌相关分子模式诱导的 PTI(pathogen-associated molecular pattern triggered immunity)和效应蛋白诱导的抗病机制 ETI(effector triggered immunity)。病原菌侵染植物时，植物通过位于细胞表面的模式识别受体 PRRs (pattern recognition receptors)识别病原微生物的病原菌相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns PAMPs)，激活 PTI 免疫反应抵御病原微生物的入侵。在进化过程中，某些病原菌会分泌效应蛋白(effector)来抑制 PTI 免疫反应，使植物致病；而植物则进化出能够识别相应效应因子的抗性蛋白(resistance proteins)，激活 ETI 免疫反应，阻止病原微生物的侵染[4]。

水稻在抵御稻瘟菌的过程中也具有 PTI 和 ETI 天然免疫反应。稻瘟菌的 PAMPs 包括多聚半乳糖醛酸内切酶、木聚糖酶、麦角甾醇、葡聚糖和几丁质等。水稻细胞表面也具有模式识别受体，包括一些

类受体蛋白(RLP)和类受体激酶(RLK)，目前已经知道的模式识别受体有 CEBiP、LYP4、LYP6、CERK1、OsBAK1、OsFLS2 等。稻瘟菌侵染水稻时，水稻通过位于细胞表面的模式识别受体识别稻瘟菌的 PAMPs，将信号传递到下游从而引发 PTI 反应，水稻的 PTI 免疫反应包括活性氧的产生，病程相关蛋白的表达和植保素的合成等。在水稻与稻瘟菌共同进化的过程中，稻瘟菌能分泌效应蛋白来抑制水稻的 PTI 反应，水稻则通过抗病蛋白来直接或间接识别稻瘟病菌的效应蛋白，并激活下游的 ETI 反应，在稻瘟菌入侵位点产生细胞程序化死亡(PCD)为标志的超敏反应[19]。

目前，水稻中已经定位的稻瘟病抗性基因有 100 多个，有 22 个被成功克隆。这些抗性基因主要编码 NBS-LRR 类蛋白，即蛋白主要由核苷酸结合位点(nucleotide binding sites，NBS)和富含亮氨酸重复(leucine rich repeat，LRR)序列的两个结构域组成，如 *Pi2*、*Pi9*、*Pi36*、*Pi37*、*Pikm*、*Pit*、*Pib*、*Pi-ta* 和 *Piz-t* 等[20]。

另有研究表明，营养元素硅等的含量也会影响水稻对稻瘟病的抗性。唐旭等[21]通过田间试验发现，外施硅盐能够提高水稻叶片组织的硅质化程度，降低稻瘟病的发生几率。刘俊渤等[22]发现，当外源施加二氧化硅后，无论是抗病还是感病的水稻品种，它们的抗瘟性都会提高。与对照相比，其叶片表面的稻瘟菌菌丝会减少。通过透射电镜观察水稻叶片的超微结构发现，在水稻叶片内形成的矿化硅将稻瘟菌菌丝包围，抑制了菌丝的生长和对水稻叶肉细胞的侵染，从而增强了水稻对稻瘟菌的抗性[22]。

利用抗病品种是防治稻瘟病最经济、最有效的措施[20]。近年来，水稻育种学家通过分子育种等手段，已经获得了一些高抗稻瘟菌的品种[23−24]。然而，稻瘟菌的变异速度非常快，容易出现新的生理小种，从而导致水稻抗性丧失。而且，稻瘟病菌的生理小种存在着区系分布多样性的特点[25]。在某一个地区种植不染病的水稻品种，在另一个地区种植时，由于地区间生理小种和气象条件的不同，则可能会爆发稻瘟病。因此，充分掌握气象因素在稻瘟病发病过程中的作用和背后的机理，对防控稻瘟病的发生和流行具有重要的指导意义。

4　气象因素对稻瘟病影响的分子机理

4.1　温度

温度是影响稻瘟病最为重要的气象因素之一。环境温度既能影响稻瘟菌的生长、发育乃至其致病力的变化，同时也会影响到水稻的抗瘟能力。

4.1.1　温度对稻瘟菌的影响

温度对稻瘟菌的生长以及稻瘟菌侵染水稻的各个阶段均有影响。尽管稻瘟菌的许多生理活动可以在一个较大的温度范围内进行(如稻瘟菌的菌丝在 8~37 ℃范围内均可生长)，然而稻瘟菌菌丝的生长、分生孢子的形成和萌发、芽管的生长以及附着胞形成等的最适宜的温度均为约 25~28 ℃。因此，当旬均温度在 24~28 ℃时，稻瘟菌生长和发育处在最适宜的温度范围内，此时稻瘟病容易爆发和流行。相反，当环境温度不在适宜范围时，稻瘟菌菌丝的生长受到抑制，孢子发育不正常，从而导致其致病力下降。当环境温度在 35 ℃以上或 15 ℃以下时，稻瘟菌生长缓慢，发育不良，此时稻瘟菌侵染水稻后，稻瘟病的发病率较低[26]。尽管如此，稻瘟菌还是可以在高温和低温的环境条件下保持一定的生理活性，这主要是由于稻瘟菌可以通过合成一些蛋白来抵抗极端温度的胁迫。当夏季温度较高时，稻瘟菌合成耐热蛋白提高其对高温的耐受性。MoSf1 是稻瘟菌的一种耐热蛋白，它通过与蛋白激酶 Pmk1 的结合，激活稻瘟菌的 MAPK 级联信号途径，最终提高稻瘟菌对高温的耐受性[27]。而在寒冷的冬季，稻瘟菌主要以分生孢子和菌丝体在稻草上越冬，菌丝必须适应寒冷的环境才能存活。一种稻瘟菌定位于细胞间隙的腺苷酸激酶 MoAK 可能与稻瘟菌的低温适应性有关。当环境温度降低时，*MoAK* 基因表达量显著升高[28]。

尽管人们对于稻瘟菌对极端温度的适应机制有了一些初步的了解，但对不同温度条件下稻瘟菌致病能力差异的分子机制还缺乏研究，例如不同温度下稻瘟菌的转录组的差异、蛋白质组的差异以及效应因子或疑似效应因子的表达等基础性工作均未见报道。

4.1.2　温度对水稻抗病性的影响

另一方面，环境温度对水稻的抗病性也有一定的影响。水稻起源于热带和亚热带地区，是一种喜温植物，对低温胁迫非常敏感，尤其是在苗期和孕穗期。当水稻连续遭受低温胁迫时，水稻的光合速率减慢，根部对水分的吸收减少，从而导致了气孔的关闭和叶片的枯萎，最终使得稻株的抗稻瘟病能力显著降低[29]。冷害对我国北方稻区的影响尤为严重。然而，低温对水稻天然免疫能力直接的影响机制目前还不太清楚。Zhang等[30]从能够被稻瘟菌诱导的水稻基因中有目的地选择了一个抗冻蛋白基因

XM_483093。研究发现，该基因过表达既能提高水稻的抗冻能力，同时也提高了对稻瘟病的抗性。*XM_483093* 过表达的转基因水稻在稻瘟菌侵染后，病斑数量明显减少，一些病程相关(PR, pathogenesis-related)基因的表达明显增强[30]。然而，水稻对低温的耐受性与其抗病性间的关系非常复杂。最近的研究发现，水稻的一个 WRKY 类转录因子 OsWRKY76 在抗瘟性和对低温耐受性上具有双重且相反的功能[31]。在水稻体内过表达 *OsWRKY76* 可以提高水稻对冷害的抵抗能力，但同时却极大地抑制了水稻病程相关基因的表达和植保素(phytoalexins)的合成，从而使水稻对稻瘟菌的抗病水平显著下降。

值得关注的是，水稻耐受低温和高温的分子机制在近期均有了重要突破。中国科学院植物研究所的种康研究员带领的研究团队发现了水稻感受低温的重要基因 *COLD1*, *COLD1* 编码一个水稻 G-蛋白信号的调节因子。在水稻遇到冷胁迫时, COLD1 与 G-蛋白的 α 亚基相互作用，激活 Ca^{2+}通道，从而触发了耐寒反应[32]，而 COLD1 介导的水稻耐寒性是否也影响水稻在低温下的免疫反应，值得人们去深入研究。同样是在近期，中国科学院上海植物生理与生态研究所的林鸿宣研究团队以生长于热带的非洲稻为材料，成功获得了控制非洲稻高温抗性的主效 QTL *OgTT1* (Thermo-Tolerance1)。*OgTT1* 编码一个 26S 蛋白酶体的 α_2 亚基。在非洲稻中该基因编码的蛋白使细胞中的蛋白酶体在高温下对泛素化底物的降解速率更快，从而可以及时地清除水稻细胞中在高温逆境下积累的有毒变性蛋白，进而保护了植物细胞[33]。近些年来，随着全球气候变化，极端高温天气越来越频繁地出现，而高温对水稻抗瘟性和稻瘟病发生的影响以及 OgTT1 在其中扮演的功能还有待进一步的深入研究。

4.1.3 温度对植物与病原菌相互作用的影响

目前，有关温度对于稻瘟菌和水稻相互作用的影响还鲜有报道。而最近的研究显示，温度的变化对于模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)与丁香假单胞杆菌相互作用的影响具有动态性的特征[34]。与动物具有恒定的温度相反，植物与微生物的温度每天经历着周期性的变化。首先，低温会促进细菌效应因子的分泌，而当环境温度提高时，细菌增殖的速率大大加快，从而会合成更多的 PAMPs。在进化过程中，植物进化出与细菌致病力变化相适应的防御机制。在环境温度相对较低时(10~23 ℃)，植物倾向于优先激活 ETI 免疫反应，而当温度提高后(23~32 ℃)，拟南芥则激活 PTI 免疫反应[34]。然而这种温度变化对于稻瘟菌效应因子的分泌和 PAMPs 的产生，对于水稻 PTI 与 ETI 免疫反应以及对于水稻与稻瘟菌相互作用的影响有待于人们去深入研究。

4.2 光照

无论是对寄主水稻，还是对稻瘟菌，光都是一个非常重要的环境因子。因此，光照对于稻瘟病的爆发有重要的影响作用。

4.2.1 光照对稻瘟菌的影响

首先，光照对稻瘟病的发生具有抑制作用(light-dependent disease suppression)，而稻瘟菌与水稻接触后经历的黑暗期对稻瘟病发病非常关键[35]。首先，光照能抑制稻瘟菌菌丝的生长。在黑暗条件下稻瘟菌菌丝的生长速度最快，而在连续光照条件下的稻瘟菌菌丝生长较慢[36]。较弱的光照有利于分生孢子的形成。另外，光照强度能够影响分化成附着胞芽管的长度，光线越强，芽管就越短。这样，在强光条件下，附着胞就会因发育不良而导致其侵染率降低[37]。此外，光照即使在很弱的条件下也能抑制病斑上孢子的脱落[35]。另外，蓝光也能够抑制稻瘟菌生长和发育，而稻瘟菌分生孢子的释放则既能被蓝光抑制，也能被红光所抑制。稻瘟菌蓝光受体基因 *MGWC-1* 的突变会影响稻瘟菌的生长发育和孢子的释放[35]，其突变体菌株中的光抑制稻瘟菌致病现象(light-dependent disease suppression)也大大减弱[5]。此外，研究者通过对黑暗所调控的稻瘟菌基因的表达谱分析，发现一些与稻瘟菌黑色素合成有关的基因，能够在光暗的转换下差异表达。而黑色素在稻瘟菌附着胞中的积累对于附着胞膨压和随后的入侵至关重要[38]。因此，黑暗中，稻瘟菌黑色素相关基因的表达最终导致了附着胞的形成和成熟，最终影响了稻瘟菌对水稻的侵染[37]。

尽管光照对稻瘟病的发生具有抑制作用，然而稻瘟菌分生孢子的产生却需要有光照的刺激。最新的研究发现，稻瘟菌的 *Twilight(TWL)*基因能够感受光照调节，参与稻瘟菌的致病过程。夜晚, TWL 蛋白定位于细胞质内并保持乙酰化；黎明之后，TWL 接受光照相关信号的诱导，在蛋白激酶 Snf1 的帮助下脱乙酰化和磷酸化，转运到细胞核中，激活转录因子 TBF5，从而诱导孢子的产生[39]。

4.2.2 光照对水稻抗病能力的影响

除了对稻瘟菌的致病力有影响，光照对水稻的抗瘟能力也有影响。光照较弱时，水稻光合效率降低，代谢缓慢，导致植株变弱[40]，从而使其抗病能力减弱，易发生病害。因此，连续的阴雨天气会造成空气湿度增加、光照减弱、气温发生变化。而这些

多重气象因素的叠加，会大大增加稻瘟病发病的几率。

水稻中的某些基因的表达既可以受光照的影响，同时也受稻瘟菌的影响。如光照和稻瘟菌侵染都可以诱导水稻基因 *OsATX* 上调表达[41]。而另外一个水稻基因 *RML1*，在稻瘟菌侵染时，其表达水平提高；但是在连续光照的刺激下，其表达水平则下降[42]。需要说明的是这些基因参与水稻抗瘟的功能目前还不清楚，但这些现象表明了光照对水稻抗瘟性影响的分子机制非常复杂。

4.3　湿度

空气湿度也是影响稻瘟病的一种重要的气象因素。空气湿度可以影响稻瘟菌孢子的形成和萌发。赵自君[36]发现分生孢子的形成要求空气的相对湿度达到 90%以上，对大多数菌而言，湿度越高分生孢子形成的速度就越快。这是因为当空气湿度达到 90%以上时，水稻叶片的表面会形成一层水膜，附着在叶片表面的分生孢子最容易萌发，而且孢子的侵染率高，稻瘟菌潜育期也短，稻瘟病病斑也会较早出现，同时病斑上形成的分生孢子的数量也多。因此，只有在湿度较高的条件下，稻瘟病才能大规模的流行[36]。

最近的研究表明，在模式植物拟南芥被丁香假单胞杆菌侵染后，拟南芥致病需要两个必需的因素：一是细菌对于寄主抗病力的抑制作用，另一个因素就是对高湿度的依赖(high-humidity-dependency)。研究表明，丁香假单胞杆菌致病的高湿度依赖性需要其效应因子 HopM1 和 AvrE 来发挥功能。在稻瘟菌的致病过程中，对于高湿度的依赖性早已被研究者熟知，然而其分子机制却知之甚少。在稻瘟菌使水稻致病的过程中，是否也需要其一些特异的效应因子在其湿度依赖中发挥功能，有待人们进一步的研究[43]。

5　结语

综上所述，稻瘟病的爆发与流行与气温、湿度和光照等农业气象因素密切相关。因此预防稻瘟病，除了要种植抗病品种以外，还应该根据栽培过程中气象因素的变化，及时做出预防，尤其是在长期连阴雨、雾霾、多雾、露重等天气状况下，更应做到未雨绸缪，以避免或减少稻瘟病的发生。

尽管近年来人们对气象因素对稻瘟菌致病、水稻抗病以及稻瘟病发生影响的分子机制有了一些了解，但还比较初步。深入研究气象因素影响稻瘟病发病的分子机制，并将相关的机理应用到水稻抗病分子育种和稻瘟病的综合防控的实践上，将对保障我国水稻稳产乃至国家的粮食安全具有重要意义。

参考文献　References

[1] 李彬，邓元宝，颜学海，等．一个粳稻来源抗稻瘟病基因的鉴定、遗传分析和基因定位[J]．作物学报，2014，40(1): 54–62
Li B, Deng Y B, Yan X H, et al. Identification, genetic analysis and gene mapping of a rice blast resistance gene in japonica rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(1): 54–62

[2] 搜狐财经．隆平高科超级稻两优 0293 从宠儿到万亩绝产“弃儿”[EB/OL]．[2015-04-10]．http://business.sohu.com/20150410/n411044347.shtml
Sohu Business. Long ping high-tech super rice two optimal 0293 from the Favorite failed to ten thousand mu “abandoned” [EB/OL]. [2015-04-10]. http://business.sohu.com/20150410/n411044347.shtml

[3] 余杰．稻瘟病菌中 3 个与 Rho1 互作蛋白的功能分析[D]．福州：福建农林大学, 2011
Yu J. Functional analysis of three Rho1 interacting proteins in *Magnaporth oryzae*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2011

[4] Dean R A, Talbot N J, Ebbole D J, et al. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*[J]. Nature, 2005, 434(7036): 980–986

[5] 陈继圣，郑士琴，郑武，等．全基因组预测稻瘟菌的分泌蛋白[J]．中国农业科学, 2006, 39(12): 2474–2482
Chen J S, Zheng S Q, Zheng W, et al. Prediction for secreted proteins from *Magnaporthe grisea* genome[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(12): 2474–2482

[6] 张加云，谢国清，韩忠良．2008 年云南省水稻稻瘟病发生条件分析[J]．云南农业科技, 2009(1): 50–51
Zhang J Y, Xie G Q, Han Z L. Analyzing condition of rice blast happened in Yunnan Province in 2008[J]. Yunnan Agricultural Science and Technology, 2009(1): 50–51

[7] 李俊和．农业气象因子对水稻稻瘟病的影响及预防措施[J]．现代农业科技, 2014(21): 223–224
Li J H. Influence of agricultural meteorological factors on rice blast and preventive measures[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2014(21): 223–224

[8] Galhano R, Talbot N J. The biology of blast: Understanding how *Magnaporthe oryzae* invades rice plants[J]. Fungal Biology Reviews, 2011, 25(1): 61–67

[9] Veneault-Fourrey C, Barooah M, Egan M, et al. Autophagic fungal cell death is necessary for infection by the rice blast fungus[J]. Science, 2006, 312(5773): 580–583

[10] Talbot N J. On the trail of a cereal killer: Exploring the biology of *Magnaporthe grisea*[J]. Annual Review of Microbiology, 2003, 57: 177–202

[11] Ebbole D J. Magnaporthe as a model for understanding host-pathogen interactions[J]. Annual Review of Phytopathology, 2007, 45: 437–456

[12] Chumley F G, Valent B. Genetic analysis of melanin-deficient, nonpathogenic mutants of *Magnaporthe grisea*[J]. Molecular

Plant-Microbe Interactions, 1990, 3: 135–143
[13] De Jong J C, McCormack B J, Smirnoff N, et al. Glycerol generates turgor in rice blast[J]. Nature, 1997, 389(6648): 244–245
[14] Wilson R A, Talbot N J. Under pressure: Investigating the biology of plant infection by *Magnaporthe oryzae*[J]. Nature Reviews Microbiology, 2009, 7(3): 185–195
[15] Kankanala P, Czymmek K, Valent B. Roles for rice membrane dynamics and plasmodesmata during biotrophic invasion by the blast fungus[J]. The Plant Cell, 2007, 19(2): 706–724
[16] 李朝红. 水稻稻瘟病发生情况及防治对策[J]. 陕西农业科学, 2011(5): 127–128
Li C H. The occurrence and prevention of rice blast[J]. Shaanxi Agricultural Sciences, 2011(5): 127–128
[17] 谭家莉. 水稻稻瘟病的发病原因和综合防治[J]. 农技服务, 2014, 31(8): 32, 34
Tan J L. The causes of rice blast and comprehensive prevention[J]. Agricultural Technology Service, 2014, 31(8): 32, 34
[18] 盛世金农网. 稻瘟病简介与防治[EB/OL]. [2007-7-17]. http://www.jinnong.cc/technology/sk10655.shtml
Jinnong. Rice blast introduction and prevention[EB/OL]. [2007-7-17]. http://www.jinnong.cc/technology/sk10655.shtml
[19] Dangl J L, Dietrich R A, Richberg M H. Death don't have no mercy: Cell death programs in plant-microbe interactions[J]. Plant Cell, 1996, 8(10): 1793–1807
[20] 何峰, 张浩, 刘金灵, 等. 水稻抗稻瘟病天然免疫机制及抗病育种新策略[J]. 遗传, 2014, 36(8): 756–765
He F, Zhang H, Liu J L, et al. Recent advances in understanding the innate immune mechanisms and developing new disease resistance breeding strategies against the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* in rice[J]. Hereditas, 2014, 36(8): 756–765
[21] 唐旭, 郑毅, 汤利, 等. 不同品种间作条件下的氮硅营养对水稻稻瘟病发生的影响[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(6): 663–666
Tang X, Zheng Y, Tang L, et al. Effects of nitrogen and silicon nutrition on rice blast occurrence under intercropping with different type varieties[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2006, 20(6): 663–666
[22] 刘俊渤, 高臣, 高杰, 等. 硅对稻瘟病菌侵染下水稻叶片超微结构的影响[J]. 华南农业大学学报, 2012, 33(1): 40–43
Liu J B, Gao C, Gao J, et al. Effects of silicon on the ultrastructure of *Oryzae sativa* leaves infected by *Magnaporthe grisea*[J]. Journal of South China Agricultural University, 2012, 33(1): 40–43
[23] 李江, 黄东益. 水稻抗稻瘟病分子育种研究进展[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(35): 11413–11415
Li J, Huang D Y. Present status of molecular breeding for blast resistance[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2007, 35(35): 11413–11415
[24] 徐未未, 王兴, 黄永相, 等. 水稻抗稻瘟病基因的分子标记与标记辅助育种研究进展[J]. 江苏农业学报, 2013, 29(4): 898–906
Xu W W, Wang X, Huang Y X, et al. Advances in molecular markers of blast resistance genes and marker-assisted breeding in rice[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2013, 29(4): 898–906
[25] 张俊华, 孙洪利, 刘洋大川, 等. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种鉴定[J]. 植物保护, 2009, 35(3): 137–140
Zhang J H, Sun H L, Liu Y D C, et al. A physiologic race on *Pyricularia oryzae* in Heilongjiang[J]. Plant Protection, 2009, 35(3): 137–140
[26] 张仁义. 水稻稻瘟病发病特点及防治方法[J]. 农民致富之友, 2015(1): 61
Zhang R Y. Rice blast disease characteristics and control methods[J]. Friends of the Farmers for Getting Rich, 2015(1): 61
[27] Li G T, Zhou X Y, Kong L G, et al. MoSfl1 is important for virulence and heat tolerance in *Magnaporthe oryzae*[J]. PLoS One, 2011, 6(5): e19951
[28] Li J, Jia B L, Liang X L, et al. An adenosine kinase in apoplastic location is involved in *Magnaporthe oryzae* cold acclimation[J]. Journal of Basic Microbiology, 2014, 54(4): 269–277
[29] 张秀英. 温度对水稻生长发育各个时期的影响分析[J]. 湖南农机, 2010, 37(11): 229–230
Zhang X Y. Temperature on rice growth in different periods of analysis[J]. Hunan Agricultural Machinery, 2010, 37(11): 229–230
[30] Zhang S H, Wei Y, Pan H Y. Transgenic rice plants expressing a novel antifreeze glycopeptide possess resistance to cold and disease[J]. Zeitschrift für Naturforschung C, 2007, 62(7/8): 583–591
[31] Yokotani N, Sato Y, Tanabe S, et al. WRKY76 is a rice transcriptional repressor playing opposite roles in blast disease resistance and cold stress tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(16): 5085–5097
[32] Ma Y, Dai X Y, Xu Y Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice[J]. Cell, 2015, 160(6): 1209–1221
[33] Li X M, Chao D Y, Wu Y, et al. Natural alleles of a proteasome α2 subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice[J]. Nature Genetics, 2015, 47(7): 827–833
[34] Cheng C, Gao X Q, Feng B M, et al. Plant immune response to pathogens differs with changing temperatures[J]. Nature Communications, 2013, 4: 2530
[35] Lee K, Singh P, Chung W C, et al. Light regulation of asexual development in the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae*[J]. Fungal Genetics and Biology, 2006, 43(10): 694–706
[36] 赵自君. 黑龙江省水稻主产区稻瘟病流行情况气候区划及预测预报模型的研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2008
Zhao Z J. Prevalence category of rice blast in main producing areas of Heilongjiang reclamation area and study forecast modle[D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2008
[37] 林福呈, 李德葆. 稻瘟病菌分生孢子发芽和附着胞形成的影响因素研究[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(4): 291–297
Lin F C, Li D B. Factors affecting on conidium germination

and its appressorium formation of *Magnaporthe grisea*[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2001, 15(4): 291−297

[38] Howard R J, Valent B. Breaking and entering: Host penetration by the fungal rice blast pathogen *Magnaporthe grisea*[J]. Annual Review of Microbiology, 1996, 50(1): 491–512

[39] Deng Y Z, Qu Z W, Naqvi N I. Twilight, a novel circadian-regulated gene, integrates phototropism with nutrient and redox homeostasis during fungal development[J]. PLoS Pathogens, 2015, 11(6): e1004972

[40] 杜彦修, 季新, 张静, 等. 弱光对水稻生长发育影响研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(11): 1307–1317
Du Y X, Ji X, Zhang J, et al. Research progress on the impacts of low light intensity on rice growth and development[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2013, 21(11): 1307–1317

[41] Agrawal G K, Rakwal R, Jwa N S, et al. Characterization of a novel rice gene *OsATX* and modulation of its expression by components of the stress signalling pathways[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 116(1): 87–95

[42] Wang R, Hong G F, Han B. Transcript abundance of *rml*1, encoding a putative GT1-like factor in rice, is up-regulated by *Magnaporthe grisea* and down-regulated by light[J]. Gene, 2004, 423: 105–115

[43] He S Y. New phenomena beyond immune suppression revealed in the disease-susceptibility-reconstitution experiments[C]//The 4th International Conference on Biotic Plant Interactions. Nanjing, 2015